蝶と蛾 *Trans. lepid. Soc. Japan* **54** (2): 83–90, March 2003

オオミドリシジミ *Favonius orientalis* (Murray) の産卵選好性と幼虫の発育との関係

小山　達雄・小林　隆人[1]・稲泉　三丸
321-8505　栃木県宇都宮市峰 350　宇都宮大学農学部応用昆虫学教室

The relationship between oviposition preference and larval performance in *Favonius orientalis* (Murray) (Lepidoptera, Lycaenidae)

Tatsuo KOYAMA, Takato KOBAYASHI[1] and Mitsumaru INAIZUMI

Laboratory of Applied Entomology, Faculty of Agriculture, Utsunomiya University, Mine 350, Utsunomiya, Tochigi, 321-8505 Japan

Abstract To identify the major factors causing oviposition preference of the lycaenid butterfly *Favonius orientalis* (Murray), the relationship between oviposition preference and larval performance were investigated. Concerning oviposition preference, two hundred canopy twigs and two hundred non-canopy twigs were examined in coppice forest habitat of *Quercus serrata* Thunb. at Moka City in Tochigi Prefecture. Eggs were found on non-canopy twigs, but not on canopy twigs. The leaves from the canopy twigs were tough and the density of trichomes on these leaves was high, compared with the non-canopy twigs, and the canopy leaves unfolded more quickly than non-canopy ones. However, when larvae were reared on leaves from each type of twigs, there were no significant differences in larval performance between the diets. Differences in physical characteristics such as toughness of leaves, density of trichomes and growing rate of the leaves between canopy twigs and non-canopy twigs had no effect on the larval performance of this species. Because the female adults of this species laid eggs on non-canopy twigs regardless of the plant phenology, and physical characteristics of the leaves, there must be unknown factors, besides quality of the host plant, that affect oviposition preference under normal field conditions.

Key words *Favonius orientalis* (Murray), oviposition preference, larval performance, leaf quality, canopy twig, non-canopy twig.

はじめに

植食性昆虫の中には，植物の種間 (Roininen and Tahvainen, 1989; Denno *et al*., 1990; Osaki and Sato, 1994; Rank *et al*., 1998)，同種の個体間 (Leather, 1985)，または同一個体の中の部位間 (Craig *et al*., 1989) などで，寄主選好性を示す種がいる．植食性昆虫が寄主植物を選択する過程は，(1) 雌成虫による産卵植物の選択 (プレファレンス) と，(2) 選ばれた植物上での幼虫の生存 (パフォーマンス) という 2 つに分けられる．特に，幼虫が植物の個体間を容易に移動できないような種では，(1) に示した親の産卵選択が (2) に示した幼虫の生存において重要な役割を担っている (Wiklund, 1981; Craig *et al*., 1989)．親の産卵場所と幼虫の発育との関係は，植食性昆虫の分布や個体群動態を理解していく上で重要である (Thompson 1988; Craig *et al*., 1989).

オオミドリシジミ *Favonius orientalis* (Murray) は，シジミチョウ科オオミドリシジミ属の 1 種で，本州の平地や低山地ではコナラ *Quercus serrata* Thunb. を寄主植物としていることが多い (福田ら,

[1]現住所: 408-0022　山梨県北巨摩郡長坂町塚川 2812　オオムラサキ自然公園
[1]Present address: Oomurasaki Natural Park, Tsukagawa 2812, Nagasaka, Kitakoma, Yamanashi Pref., 408-0022, Japan

1984). さらにコナラの木では，林冠を形成しない小枝で本種の卵が見つかることが知られている(福田ら，1984; 葛谷，2000). その理由は，林冠を形成する小枝では，葉の展開速度が速く硬いことにより，幼虫が餌として利用できないためと経験的に考えられてきた．しかし，実際にこれら両方の小枝を対象とした卵の分布，それぞれの枝から出た葉を餌として与えた場合の幼虫の発育について明らかにした研究はない.

本研究では，オオミドリシジミの産卵選択の決定要因を明らかにする試みの1つとして，本種の卵が林冠を形成しない小枝に多く，林冠を形成する小枝に少ないのかを野外の小枝を対象とした調査から確かめた．次に，室内実験で，これら2タイプの枝から展開した葉を与えて幼虫の発育状況を調べ，幼虫に対する餌の適合性について比較した．これらの結果から，本種の産卵場所と幼虫の発育との関係について検討した.

材料及び方法

1) 産卵場所

オオミドリシジミの産卵場所を確かめるため，2000年12月から2001年2月に，真岡市下籠谷の宇都宮大学附属農場内のコナラが優占する雑木林において，林冠を形成しない小枝と，林冠を形成する小枝を対象とした個体数調査を行った．前者については，各コナラの地上高2mまでの樹幹部から出た枝200本を小枝とし，各小枝の分枝数を調べた．分枝数は渓流順位の命名法 (Strahler, 1957) を利用して計数した．つまり，枝の先端部から枝同士の合体までをそれぞれ第1分枝とし，等しい順位の枝が合体するときにつぎの分枝に移る．第1分枝は合体によって第2分枝になるが，第3分枝になるためには，別の第2分枝と合体しなければならない (Fig. 1)．次に，小枝の全体を目視しながら卵の確認を行い，その合計卵数と各卵が存在した分枝の順位を記録した．調査者の背丈以上の幹から出た小枝については脚立を用い，小枝を手でたぐり寄せながら確認した結果，林冠を形成しない小枝に産卵されていた分枝数は1-4であった．これに基づき，林冠を形成する小枝については，第4分枝までの小枝をランダムに200本切り落とし，小枝あたりの卵数を記録した．枝の切り落としは，高枝切り鋏を用い，地上高8mまでの小枝をランダムに切り落した.

2) コナラの葉の物理的特徴とフェノロジー

葉の表面に密生しているトリコーム (葉の表面に生えている毛) は，昆虫の食いつきを直接妨げた
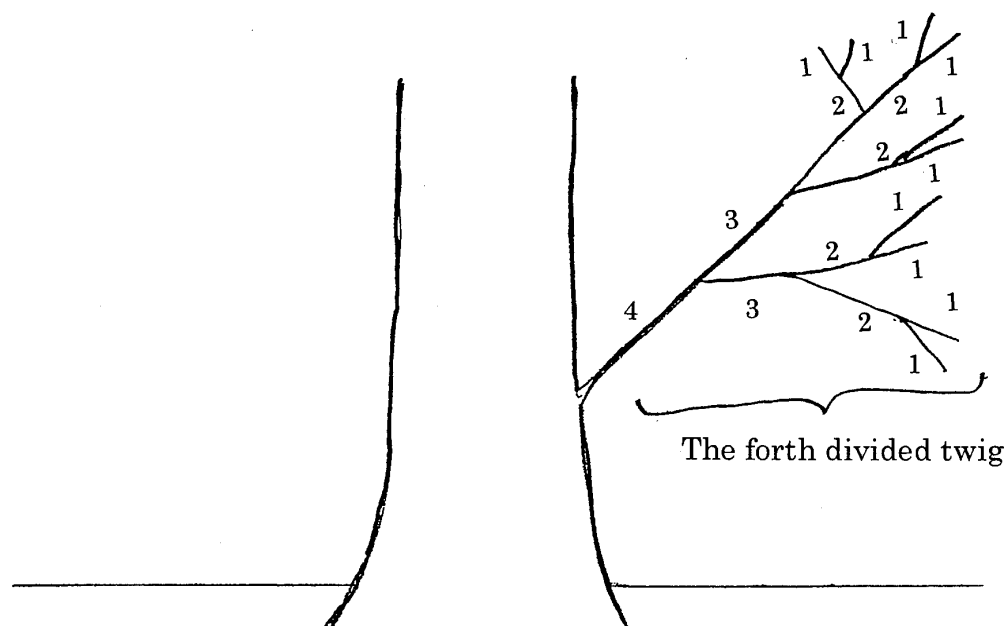
Fig. 1. Hierarchy of a divided twig.

り，皮膚を傷つけたりして，結果的に植食性昆虫の死亡率を高めることがある（大串，1992）．そのため，本種の幼虫期に摂食する林冠を形成する小枝と林冠を形成しない小枝から展開する葉のトリコームの密度を調べた．5月11日に調査地の2タイプの小枝から葉を採取し，その表面に生えているトリコームを顕微鏡写真で撮影し，その密度を比較した．

植物の葉の硬さやその季節的な増加は，昆虫の摂食能力に重大な影響を及ぼす（Feeny, 1970）．よって，林冠を形成する小枝と林冠を形成しない小枝から展開する葉の硬さとフェノロジーを調べた．前者については，硬度計（石原考案，北野理化器械作成）を用いてその硬さを計測した．硬度計は，その先端に設置されえた針が，葉を貫通するときにかかる負荷を量るもので，原理は Feeny (1970) で紹介されたものと同様である．葉は，2001年5月11日に調査地の2タイプの小枝から葉を90枚ずつ採取した．芽吹き1ヶ月後の葉は柔らかすぎて硬度計の針に負荷がかからず測定できなかった（いずれの葉も0N（ニュートン）となる）．そこで，葉を3枚ずつ重ねてその両側を固定し，3箇所を硬度計で測った．2タイプのそれぞれの葉の硬さの平均は *t*-test を用いて比較した．フェノロジーについては，芽吹きから葉が開くまでの日数を比較した．コナラの冬芽の先端から新しい組織が初めて見えた状態を「芽吹き」とし，2001年3月30日から 1) の調査を行った雑木林を毎日観察した結果，4月11日に多くのコナラで芽吹きを確認した．2タイプの小枝の新芽が芽吹いた日（2001年4月11日）から，1枚目の葉が完全に開くまでの日数を数えた．2タイプの葉におけるフェノロジーの差の検定には，*t*-test を用いた．

3) 幼虫の発育状況比較実験

1) で調査した2タイプの枝から出た葉の幼虫の餌としての質を評価するため，以下のような室内飼育実験を行った．2000年12月から2001年2月までに，1) の調査地付近の雑木林で本種の卵を採取し，5°C の冷蔵庫内で保管した．

コナラの芽吹きの時期は，林冠を形成する小枝と林冠を形成しない小枝で差はなく，2001年では4月11日であった．4月11日に冷蔵庫から卵を取り出し，湿らせた濾紙を底に敷いたシャーレ内に並べ，気温20–23°C の室内に保管した．幼虫は，翌日から孵化し始めた．孵化した個体から順に20匹，23匹の2つのグループに振り分けた．20匹の幼虫には林冠を形成する小枝の葉を，23匹の幼虫には林冠を形成しない小枝の葉をそれぞれ餌として与えた．幼虫を，底に濾紙を敷いた円筒形のプラスチック容器（直径10 cm，深さ4 cm）に1匹ずつ入れ，人工気象器内（18°C, L: D＝13: 11）に置いた．1) の調査を行ったコナラ林において林冠を形成する小枝，形成しない小枝から，葉をつけた当年枝を切り取り，餌として与えた．なお，当年枝の切り口に湿らせた脱脂綿を巻いてその周囲をアルミ箔で覆った．餌は，1, 2齢幼虫では1日おきに，3, 4齢幼虫では毎日交換した．

2タイプの餌で飼育した幼虫の，蛹化前までの生存率の差を Fisher's exact test で，各齢期と全幼虫期の発育日数，蛹化5日目の蛹の重さの差を *t*-test で検定した．

結　果

1) オオミドリシジミの産卵場所

林冠を形成しない小枝では，200本のうち，37本から卵が見つかり，1枝あたりの平均卵数は0.3であった．一方，林冠を形成する小枝からは確認できなかった（Table 1）．

Table 1. Number of twigs with eggs and mean number of eggs per twig.

	experimental groups	
	canopy	non-canopy
number of twigs with eggs (%)	0 (0)	37 (18.5)
number of total eggs	0	69
mean number of eggs per twig	0	0.345

Number of twigs examined is 200 each.
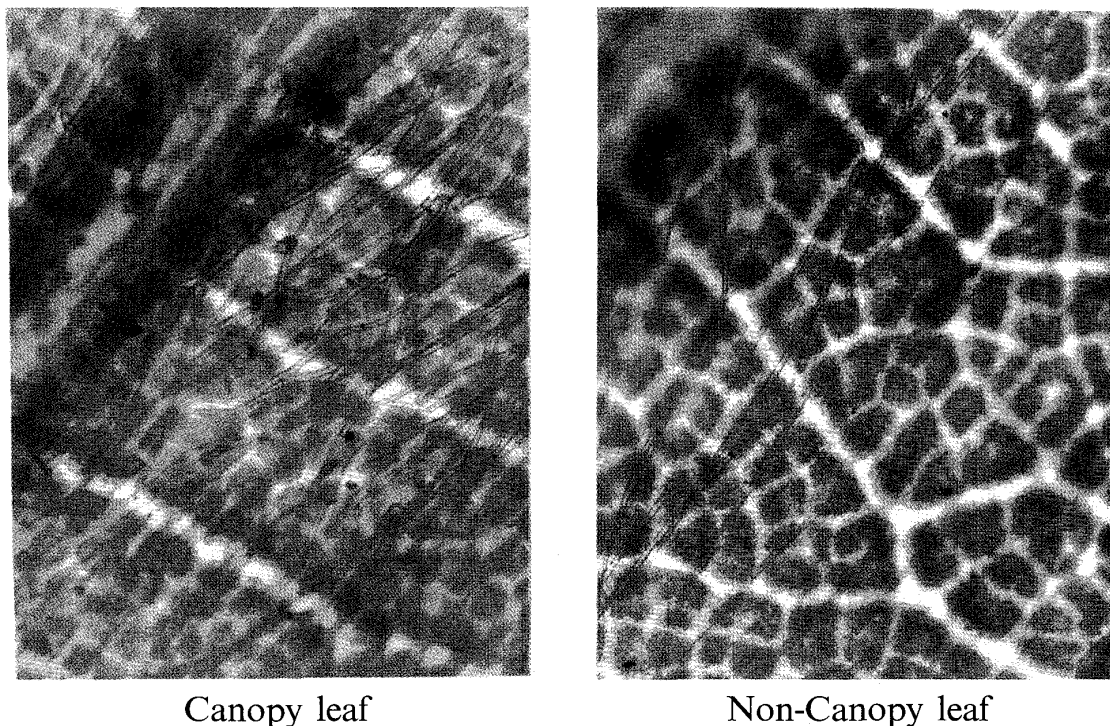
Fig. 2. Enlarged photographs of each of the leaves.

卵のほとんどは，枝と枝の間の分岐部に付着し，特に第一分枝と第一分枝の間から見つかる卵が多かった．林冠を形成しない小枝で発見された69卵のうち18卵には，精孔周辺や側面部に小さな穴がそれぞれ1つずつ開けられていた．

林冠を形成する200本の小枝には，本種以外のミドリシジミ族であるミズイロオナガシジミ *Antigius attilia* (Bremer)，アカシジミ *Japonica lutea* (Hewitson) の卵が付着していた．

調査地に存在する2タイプの小枝の量を定量的に測定することはできなかった．しかし，観察した限りでは，林冠を形成しない小枝よりも，林冠を形成する小枝の方が多かった．

2) 植物の物理的特徴とフェノロジー

林冠を形成する葉の硬さの平均 (0.46 N) は，林冠を形成しない葉の硬さの平均 (0.29 N) よりも硬く，有意な差があった (*t*-test, $P<0.001$) (Table 2)．また，顕微鏡写真で撮影したトリコームの密度は，林冠を形成する葉の方が林冠を形成しない葉よりも数が多く，高密度に生えていた (Fig. 2)．2タイプの葉の展開に要した日数は，林冠を形成する葉の平均の方 (4.8±0.9日) が，林冠を形成しない葉の平均 (5.8±1.5日) よりも1日間ほど多く有意な差があった (*t*-test, $P<0.001$) (Table 3)．このことから，葉の展開速度は，林冠を形成する葉の方が速いことがわかった．

Table 2. The toughness of leaves on each type of twigs.

	experimental groups		
	canopy	non-canopy	P[1]
toughness (N)	0.46	0.285	<0.001

Ninety leaves were collected from each type of twigs and stached into piles of three leaves. Then toughness of the leaves was measured by penetrometer. Numerals in parentheses are sample size. [1] *t*-test was used for comparison between canopy and non-canopy twigs.

Table 3. Duration from budding till opening the first leaf on each type of twigs.

	experimental groups		
	canopy	non-canopy	P[1)]
days from budding till opening the first leaf	4.8±0.87 (34)	5.8±1.48 (35)	<0.001

Numerals in parentheses are sample size. [1)] *t*-test was used for comparison between canopy and non-canopy twigs.

Table 4. Survival rate of larvae on each type of twigs.

	experimental groups		
	canopy	non-canopy	P[1)]
survival rate	95% (20)	91% (23)	*n. s.*

Numerals in parentheses are sample size. [1)] Fisher's exact test was used for comparison between larvae reared on canopy and non-canopy twigs.

3) 幼虫の発育状況

生存率

2タイプの小枝で飼育した幼虫は，双方とも90%以上という高い生存率を示し (Table 4)，これらの間に有意な差はなかった (Fisher's exact probability test, *n. s.*)．死亡した個体はいずれも1および2齢幼虫であったが，原因は不明であった．

発育日数

2タイプの餌で飼育した供試虫の発育日数 (平均) は，1及び2齢幼虫では林冠を形成しない小枝で飼育していた個体がやや速かったが，各齢期，幼虫期全体のいずれにおいても発育日数の差は有意でなかった (*t*-test, *n. s.*) (Table 5).

蛹重

蛹重の平均は，林冠を形成する小枝で飼育した個体では0.175 g，林冠を形成しない小枝で飼育した個体では0.174 gとほとんど大きな違いはなく，差は有意でなかった (*t*-test, *n. s.*) (Fig. 3).

考　察

本種の卵は，これまでの報告では比較的地上高の低い，林冠を形成しない小枝から確認されることが多かった (福田ら，1984)．しかし，これらの報告では，林冠を形成する小枝，林冠を形成しない小枝の双方で，卵数を定量的に調査していない．今回の調査では，その2タイプの小枝で卵数調査を行い，その結果，林冠を形成する小枝よりも，林冠を形成しない小枝で卵が多い傾向が確認できた (Table 1).

調査地において，2タイプの小枝の資源量を定量的に測定することはできなかったが，観察した限りでは，林冠を形成しない小枝よりも，林冠を形成する小枝の方が多かった．もし，本種の雌成虫が2タイプの枝の双方へランダムに産卵しているならば，資源量の多い林冠を形成する小枝に多く産卵しているはずである．しかし，林冠を形成する小枝には産卵されていなかった (Table 1)．このことから，本種の雌成虫は，林冠を形成しない小枝を好んで産卵していると考えられる．

林冠を形成しない小枝で確認した卵のうち，26%は本種の幼虫の脱出孔となる精孔以外の場所に小さな穴が開けられていた．これらの卵を確認した時期は12月から2月であった．本種の幼虫の孵化時期は，関東の平地では4月上旬である (福田ら，1984)．従って，本種幼虫の脱出孔とは考えにくい．本種の近縁種であるウラゴマダラシジミ *Artopoetes pryeri* (Murray) では，卵期の最も主要な死亡要因として寄生蜂の一種 *Telenomus* sp. (クロタマゴバチの一種) による寄生が挙げられている．
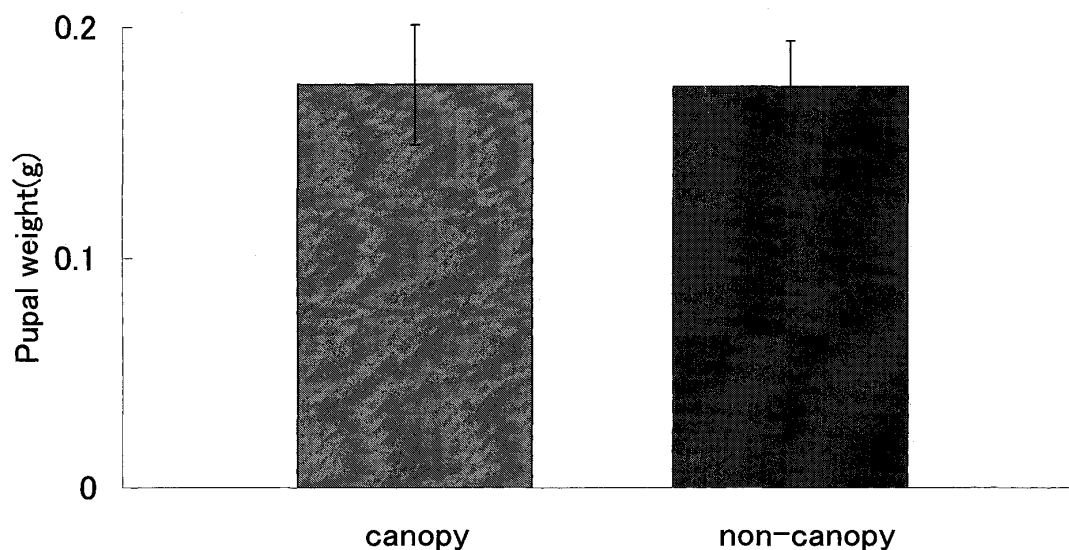
Fig. 3. Mean weight of pupae (±SD) on both types of twigs.

この寄生蜂は，冬から春にかけて，卵殻に特有の形状を呈す脱出孔を開け，宿主から脱出する (Watanabe and Omata, 1978). 本種の卵も，寄生蜂によって寄生されることがある (福田ら，1984). 本種の卵の精孔以外に認められた穴は，捕食寄生者の脱出孔と考えられる.

2タイプの小枝で飼育した幼虫のパフォーマンス (生存率，発育日数，蛹重) には有意な差はなかった (Tables 4, 5, Fig. 3). しかし，林冠を形成しない小枝から展開する葉は，林冠を形成する小枝から展開する葉よりも，有意に柔らかく，トリコームの密度は低く，展開速度が遅かった (Tables 2, 3, Fig. 2). 硬い葉やトルコームは，幼虫の摂食の妨げとなり摂食速度や消化効率を落とし，幼虫の発育を左右するほどの条件となり得る (Feeny, 1970; Raupp, 1985; 大串，1992; 古本，2000). また葉の展開速度が速いと若葉の状態が保たれる期間が短くなり，幼虫の食いつきやすさに影響すると考えられる. しかし，これらの仮説は本種の幼虫にはあてはまらなかった.

本種の雌成虫は，林冠を形成しない小枝を産卵場所として利用していた. 一方幼虫は，室内において林冠を形成する小枝の葉，林冠を形成しない小枝の葉の双方を餌として利用できた. 室内での生存率，発育日数，蛹重によって評価された幼虫の寄主の利用幅が，野外での成虫の寄主の利用幅に比べて広いことはしばしば認められている (Wiklund, 1973, 1975, 1981; Courtney 1981, 1982). 本種の雌成虫と飼育による幼虫の寄主の利用幅の違いは，これらの報告と類似していた.

今述べたように，本種の雌成虫の産卵選好性と幼虫のパフォーマンスの強い関係はみられなかった. 今までに明らかにされた植食性昆虫の親の産卵選択と幼虫のパフォーマンスの関係は，一致するもの (Wiklund, 1975; Craig *et al.*, 1989) からあまり一致しないもの (Courtney, 1981, 1982; Roininen

Table 5. Mean duration of larval development on each type of twigs.

instar	experimental groups		P[1)]
	canopy	non-canopy	
1	9.4±0.9	8.8±1.3	*n.s.*
2	6.0±1.0	5.9±0.9	*n.s.*
3	6.2±0.9	6.1±0.7	*n.s.*
4	13.5±1.3	13.5±1.3	*n.s.*
total	35.2±2.2	34.3±2.8	*n.s.*

The sample size consisted of 20 larvae in canopy leaves, and 23 in non-canopy leaves. [1)] *t*-test was used for comparison between larvae in each instar reared on canopy and non-canopy twigs.

and Tahvanainen, 1989) まで多岐にわたる (Thompson, 1988). 産卵選好性と室内での幼虫のパフォーマンスとの不一致の原因として，寄主植物の餌としての質以外の影響，例えば野外ではたらく天敵の影響 (Ohsaki and Sato, 1994; Denno *et al*., 1990) などが挙げられる．本種の雌成虫の産卵場所選択の決定要因には，植物の質以外の何らかの要因が働いたと考えられるが，要因の特定については今後の検証が必要である．

謝 辞

森林総合研究所昆虫生態研究室の井上大成氏には，実験計画や論文の取りまとめについて丁寧な御指導を頂いた．大阪女子大学理学部環境理学科の石原道博博士には，葉の硬度計を提供して頂き，親切な助言を頂いた．宇都宮大学農学部応用昆虫学研究室の高橋滋講師，香川清彦助手並びに学生諸氏には，日頃から議論を通じて有益な示唆を頂いた．これらの方々に厚く御礼申し上げる．

引用文献

Courtney, S. P., 1981. Coevolution of pierid butterflies and their cruciferous food plants. III. *Anthocharis cardamines* (L.). Survival, development and oviposition on different host plants. *Oecologia* **51**: 91–96.

————, 1982. Coevolution of pierid butterflies and their cruciferous food plants. IV. Crucifer apparency and *Anthocharis cardamines* (L.) oviposition. *Ibid.* **52**: 258–265.

Craig, T. P., Itami, J. K. and P. W. Price, 1989. A strong relationship between oviposition preference and larval performance in a shoot-galling sawfly. *Ecology* **70**: 1691–1699..

Denno, R. F., Larsson, S. and K. L. Olmstead, 1990. Role of enemy-free space and plant quality in host-plant selection by willow beetles. *Ibid*. **71**: 124–137.

福田晴夫・浜　栄一・葛谷　健・高橋　昭・高橋真弓・田中　蕃・田中　洋・若林守男・渡辺康之, 1984. 原色日本蝶類生態図鑑 3. 165–168, pls 24. 保育社, 大阪.

古本　敦子, 2000. 食草の葉の硬さと卵サイズ. 大崎　直太 (編), 蝶の自然史: 行動と生態の進化学: 76–89. 北海道大学図書刊行会, 北海道.

葛谷　健, 2000. 新栃木県の蝶: オオミドリシジミ: 149–150. 昆虫愛好会, 栃木.

Leather, S. R., 1985. Oviposition preferences in relation to larval growth rates and survival in the pine beauty moth, *Panolis flammea*. *Ecol. Ent.* **10**: 213–217.

大串隆之, 1992. 昆虫と植物の相互関係. 大串隆之 (編), さまざまな共生－生物種間の多様な相互作用. シリーズ地球共生系 **2**: 97–114. 平凡社, 東京.

Ohsaki, N. and Y. Sato, 1994. Foodplant choice of *Pieris* butterflies as a trade-off between parasitoid avoidance and quality of plants. *Ecology* **75**: 59–68.

Rank, N. E., Kopf, A., Julkunen-Titto, R. and J. Tahvanainen, 1998. Host preference and larval performance of the salicylate-using leaf beetle *Phratora vitellinae*. *Ecology* **79**: 618–631.

Raupp, M. J., 1985. Effects of leaf toughness on mandibular wear of the beetle, *Plagiodera versicolora*. *Ecol. Ent.* **10**: 73–79.

Roininen, H. and J. Tahvanainen, 1989. Host selection and larval performance of two willow-feeding sawflies. *Ecology* **70**: 129–136.

Strahler, H. N., 1957. Qualititative analysis of watershed geomorphology. *Trans. Am. geophys. Un.* **33**: 913–920.

Thompson, J. N., 1988. Evolutionary ecology of the relationship between oviposition preference and performance of offspring in phytophagous insects. *Entomologia exp. appl.* **47**: 3–14.

Watanabe, M. and K. Omata, 1978. On the mortality factors of the lycaenid butterfly, *Artopoetes pryeri* M. *Jap. J. Ecol.* **28**: 367–370.

Wiklund, C., 1973. Host plant suitability and the mechanism of host selection in larvae of *Papilio machaon*. *Entomologia exp. appl.* **16**: 232–242.

————, 1975. The evolutionary relationship between adult oviposition preferences and larval host plant range in *Papilio machaon* L. *Oecologia* **18**: 185–197.

————, 1981. Generalist *vs* specialist oviposition behaviour in *Papilio machaon* (Lepidoptera) and functional aspects on the hierarchy of oviposition preferences. *Oikos* **36**: 163–170.

Summary

To identify the major factors causing oviposition preference of the lycaenid butterfly *Favonius orientalis* (Murray), we investigated the relationship between oviposition preference and larval performance. Concerning oviposition preference, two hundred canopy twigs and two hundred non-canopy twigs were examined in coppice forest habitat of *Quercus serrata* Thunb. at Moka City, Tochigi Prefecture. Sixty-nine eggs were found on non-canopy twigs, but none on canopy twigs. To compare the quality of leaves from two types of twigs as larval diets, larval performance was examined when larvae were given leaves from each type of twig under the same conditions (13L: 11D, 18°C). The survival rates of larvae reared on canopy and non-canopy leaves were 95% and 91%, the mean durations of larval development were 35.2 days and 34.3 days, and the mean weights of pupae were 0.174 g and 0.175 g, respectively. That is, there was no significant difference in larval performance between the diets. However, the leaves from the canopy twigs were tough and the density of trichomes on these leaves was high, compared with the non-canopy twigs. Moreover, the canopy leaves unfolded more quickly than non-canopy ones. Therefore, differences in physical characteristics such as toughness of leaves, density of trichomes and growing rate of the leaves (from budding till opening the first leaf) between canopy twigs and non-canopy twigs had no effect on the larval performance of this species. Because the female adults of this species laid eggs on non-canopy twigs regardless of the plant phenology and physical characteristics of the leaves, there must be unknown factors, besides quality of the host plant, that affect oviposition preference under normal field conditions.

(Accepted October 29, 2002)

Published by the Lepidopterological Society of Japan,
5-20, Motoyokoyama 2, Hachioji, Tokyo, 192-0063 Japan